

DOI: 10.5846/stxb201608141667

郑洁, 刘金福, 吴则焰, 洪伟, 何中声, 蓝亦琦, 刘思迪. 闽江河口红树林土壤微生物群落对互花米草入侵的响应. 生态学报, 2017, 37(21): 7293-7303.

Zheng J, Liu J F, Wu Z Y, Hong W, He Z S, Lan Y Q, Liu S D. Soil microbial community of mangrove forests and its responses to the invasion of *Spartina alterniflora* in the Minjiang River Estuary. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(21): 7293-7303.

闽江河口红树林土壤微生物群落对互花米草入侵的响应

郑洁^{1,2,3}, 刘金福^{1,2,3,*}, 吴则焰^{1,2,4}, 洪伟^{1,2,3}, 何中声^{1,2,3}, 蓝亦琦^{1,2,3}, 刘思迪⁵

1 福建农林大学湿地保护研究中心, 福州 350002

2 福建农林大学海峡自然保护区研究中心, 福州 350002

3 福建省高校生态与资源统计重点实验室, 福州 350002

4 福建农林大学生命科学院, 福州 350002

5 烟台大学生命科学学院, 烟台 264000

摘要: 采用磷脂脂肪酸标记法 (PLFA) 研究外来入侵植物互花米草对闽江河口红树林土壤微生物群落结构的影响, 并探讨其主要影响因素。结果表明: 从 3 种不同植被群落土壤 (红树林群落 MC、红树林-互花米草混生群落 MS、互花米草群落 SC) 共检测到 22 种 PLFA 生物标记, MS 土壤微生物 PLFA 生物标记总量明显高于其他植被群落, 3 种植被群落土壤理化性质和酶活性的变化趋势为: MC>MS>SC, 表明互花米草入侵后土壤微生物量增加, 而理化性质和酶活性均有明显下降, 红树林湿地土壤质量发生了明显退化。3 种植被群落土壤中含量最高的 PLFA 生物标记是 16:0, 16:1w7c, 9Me15:0w, 18:1w12c。土壤中特征微生物相对生物量存在明显差异, 细菌分布量最大, 其次是真菌和放线菌, 原生动物分布量最小。群落多样性指数呈相似规律, MS 土壤微生物类群多样性指数均小于 MC, 表明互花米草入侵后土壤微生物群落多样性指数均有下降。通过主成分分析, 基本能区分出 3 种不同植被群落微生物群落的特征。土壤理化性质、酶活性间存在相关性, 有机碳、全氮、蔗糖酶、过氧化氢酶与革兰氏阴性菌、放线菌呈显著或极显著正相关。研究结果表明互花米草入侵在一定程度上具有影响红树林群落土壤营养代谢循环的潜力, 特别是关于碳、氮、磷等的循环及酶活性, 改变部分有利于自身生长的土壤环境相关的微生物类群含量, 竞争有利环境, 迅速扩张实现入侵。

关键词: 互花米草; 红树林; 土壤微生物; PLFA; 外来植物入侵

Soil microbial community of mangrove forests and its responses to the invasion of *Spartina alterniflora* in the Minjiang River Estuary

ZHENG Jie^{1,2,3}, LIU Jinfu^{1,2,3,*}, WU Zeyan^{1,2,4}, HONG Wei^{1,2,3}, HE Zhongsheng^{1,2,3}, LAN Yiqi^{1,2,3}, LIU Sidi⁵

1 Wetland Reserve Research Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Cross-strait Nature Reserve Research Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

3 Key Laboratory of Ecology and Resources Statistics of Universities and Colleges in Fujian Province, Fuzhou 350002, China

4 College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

5 College of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264000, China

Abstract: In the present study, soil microbial communities of mangrove forests and its responses to the invasion of *Spartina alterniflora* were analyzed using phospholipid fatty acid analysis (PLFA). Soil physic-chemical properties and enzyme

基金项目: 国家自然科学基金 (31500443); 福建省科技厅引导性项目 (2015Y0042); 福建省林业科学研究项目 (K8514002A); 福建省教育厅中青年教师科研项目 (JA15178)

收稿日期: 2016-08-14; **网络出版日期:** 2017-07-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fjljf@126.com

activities were measured in the Minjiang River Estuary. The results showed that: There were 22 PLFAs that were significantly different in soil samples from mangrove communities (MC), Mangrove-*S. alterniflora* (MS), and *S. alterniflora* communities (SC). The MS soil exhibited richer PLFAs than the other vegetation types. The physico-chemical properties and enzyme activities in soils of different vegetation communities were in the order of MC > MS > SC. Following the invasion of *S. alterniflora*, the soil microbial biomass of mangrove communities increased, and the physico-chemical properties, enzyme activities significantly decreased, and the quality of mangrove wetland soil was degraded. The PLFAs biomarkers of three species with the highest contents were 16:0, 16:1w7c, 9Me15:0w, and 18:1w12c. There was a significant difference in the relative biomass of soil microbial biomass. Bacteria exhibited the richest distribution, followed by fungus, actinomycetes, and protozoans. Community diversity indices showed a similar pattern, MS soil microbial community diversity indexes were less than those of MC. The soil microbial community diversity indexes decreased following the invasion of *S. alterniflora*. Principal component analysis was able to distinguish the characteristics of microbial communities in different vegetation communities. The soil physico-chemical properties were closely correlated with enzyme activities, and SOC, TN, sucrose, and catalase were significantly correlated with the PLFAs of gram-positive bacteria and actinomycetes. The results of this study showed that the invasion of *S. alterniflora* has the potential to affect nutrient metabolism in the mangrove community, especially with regard to the C, N and P cycles, and the enzyme activities. *S. alterniflora* can change the microbial biomass to create favorable soil environments for their growth to achieve the rapid invasion.

Key Words: *Spartina alterniflora*; mangrove; soil microbial community; PLFA; exotic plant invasion

在土壤-植被生态系统中,根际土壤微生物作为最活跃和具有决定性影响的组分之一,起到参与土壤中能量流动、营养循环及有机物转化的作用,探索植物、土壤、微生物三者相互作用的根际对话过程及其调控机制,对植物生态过程调控、生长发育等具有重要功能作用^[1-2]。外来植物通过根系分泌物、淋溶物、凋落物等释放的化感物质,对根际微生物群落结构有选择塑造作用,反过来根际微生物群落结构变化对植物化感物质释放、土壤营养循环、能量流动、信息传递有重要影响,进而影响植物生长发育过程^[3-4]。可见,揭示外来植物入侵对土壤营养代谢循环、根际微生物的影响机制是很有必要的。

互花米草 (*Spartina alterniflora*) 作为外来入侵物种,其生态适应性广,繁殖能力强,引入后在中国沿海滩涂爆发或大面积扩散,占据本地物种生态位,通过改变入侵地的生长环境,形成单一优势群落,降低当地生物多样性,严重破坏原生态系统的结构和功能^[5-7]。已有关研究主要集中在互花米草的繁殖特性^[8]、能量利用特点^[9]、与入侵地物种间的竞争作用^[10]、对入侵地生态系统的影响^[11]、入侵机制^[12-13]及其防治技术等方面。随着研究深入,互花米草入侵对土壤生态系统过程和土壤生物多样性的影响受到许多学者的关注:王刚等^[14]、张祥霖等^[15]均探讨了互花米草入侵对入侵地土壤碳、氮等理化性质产生影响;周虹霞等^[16]采用 BIOLOG GN 平板技术探讨了互花米草入侵对滨海潮间带盐沼土壤微生物多样性的影响,等等。Zhang 等^[17]、Zeleeke 等^[18]、Yuan 等^[19]研究表明互花米草能影响被入侵地土壤的细菌群落结构,氨氧化细菌、产甲烷菌和硫酸盐还原菌的丰度会有所增加。而研究互花米草对入侵地植被根际土壤微生物群落结构与功能的影响,并不多见。

福建省分布有 941.9 hm² 红树林,是中国天然红树林分布最北的省份^[20]。自引入互花米草以来,全省互花米草面积已达 4166 hm²,红树林湿地不断遭到入侵,湿地面积萎缩,退化严重^[21]。可见,探讨互花米草入侵后红树林根际微生物群落结构变化规律及如何有效保护红树林湿地已成为迫在眉睫。为此,以闽江河口湿地红树林群落为研究对象,拟采用磷脂脂肪酸法 (PLFA) 探讨湿地不同植被群落土壤微生物群落的结构特征,探讨互花米草入侵后土壤微生物群落组成、土壤酶活性和理化性质的关系,旨在揭示互花米草入侵的土壤学机制,为红树林、互花米草根际土壤微生物之间的化感作用的研究提供理论依据,也为外来植物入侵的湿地生

态系统的保护与恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于闽江河口湿地面积最大的鳝鱼滩湿地(119°34'12"—119°41'40" E、26°00'36"—26°03'42" N),面积约为 3120 hm²,见图 1。鳝鱼滩湿地是由闽江中泥沙淤积形成的河口潮滩,地理位置独特,位于南亚热带和中亚热带的过渡带,气候温暖湿润,雨量充沛,是典型的季风气候区,年降水量约 1350 mm,年平均气温 19.3℃。其土壤主要为滨海盐土和沙土,含盐量较高,pH 值呈酸性到中性。该湿地滨海临江,终年受潮汐影响,属正规半日潮型。区内主要植被类型可以分为滨海盐沼、沙生和红树林 3 种植被类型,自 2002 年发现互花米草群落入侵之后,迅速蔓延,与秋茄(*Kandelia candel*)、蘆草(*Scirpus triquetra*)、短叶茳芩(*Cyperus malaccensis*)、芦苇(*Phragmites communis*)等土著优势种群落产生竞争。到 2010 年为止已经形成大约 306.94 hm²的互花米草盐沼,主要分布于平行于海岸线的潮滩内缘^[22]。所研究的红树林群落多为人工种植的秋茄群落(树龄为 7 a 以上),自 2010 年互花米草逐渐向秋茄群落周围入侵,形成大小不一的入侵斑块,占据秋茄群落的生态位,抑制幼苗的生长,群落扩张和自我更新缓慢^[23]。

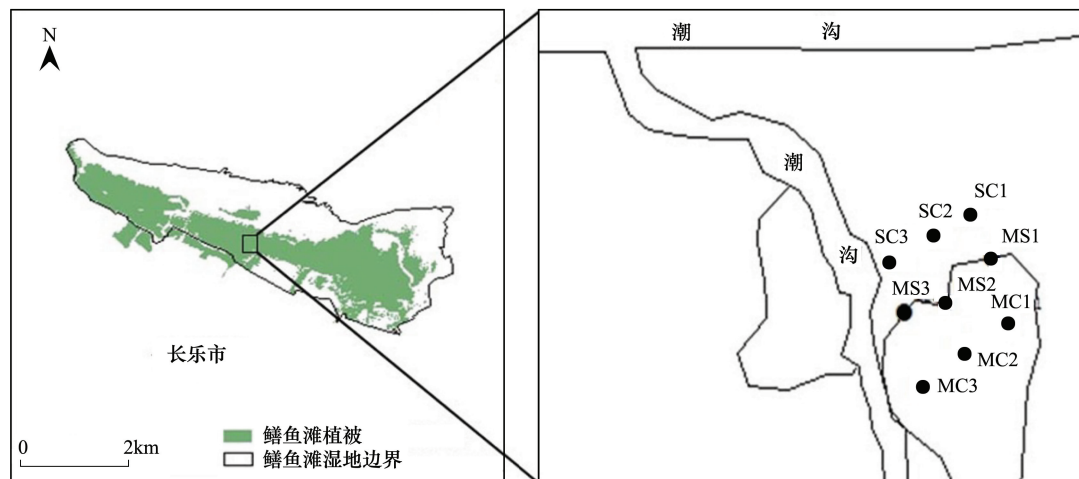


图 1 研究区与采样点位置图

Fig.1 The study area and sampling spots in the tidal marsh of the Minjiang River estuary

1.2 野外采样及土壤性质测定

2016 年 4 月在闽江河口鳝鱼滩湿地按照互花米草的不同入侵程度分别选取未受入侵的红树林群落(Mangrove community, MC),全为互花米草占据的互花米草群落(*S. alterniflora* community, SC)和受入侵的红树林-互花米草混生群落(Mangrove-*S. alterniflora*, MS),共 3 块典型的样地,每块样地面积为 10—20 m²,且相距约为 20 m。选取 3 种不同群落中长势较好的植被根际土壤各 3 份,共计样品 9 份(红树林-互花米草混生群落土壤取自于秋茄红树林)。将土样带回实验室后,将每种群落里的 3 个土壤样品充分混合,分成 2 份。由于湿地土壤含水量高,故一份在室内通风阴凉处晾至 2—3 d,待水分稍干之后,过 2 mm 筛子,放在 4℃ 冰箱保存,用于土壤微生物群落特征及酶活性测定,另一份自然风干后过筛,用于理化性质的测定。土壤 pH 值用水浸提电位法(土水比为 1:2.5),有机碳(SOC)用重铬酸钾-外加热法,全氮(TN)用半微量凯氏法,全磷(TP)用硫酸-高氯酸消煮法测定,全钾(TK)用 NaOH 熔融火焰光度法。脲酶活性用靛酚蓝比色法测定,蔗糖酶活性用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定,酸性磷酸酶活性用磷酸苯二钠比色法测定,过氧化氢酶活性用 KMnO₄滴定法测定,多酚氧化酶活性采用邻苯三酚比色法测定,每个处理均设无基质对照,且每个处理 3 次重复,整个试验设无样品无基质对照^[24-25]。

1.3 磷脂脂肪酸的分离与气相色谱检测

采用 PLFA 生物标记法进行土壤微生物群落结构分析, PLFA 的提取过程和分析方法^[26]: 称取 4 g 新鲜土壤于 50 mL 离心管中, 加入 20 mL 0.2 mol/L 的 KOH 甲醇溶液, 漩涡振荡 5 min, 将其放置在 37℃ 摇床中温育 1 h, 每隔 10 min 漩涡振荡 1 min, 进行脂肪酸释放和样品的甲醇化。加入 3 mL 1.0 mol/L 醋酸(冰乙酸)用于中和 pH 值, 漩涡振荡 1 min。加入 10 mL 正己烷, 使磷脂脂肪酸转移到有机相中, 漩涡振荡 1 min, 2600 r/min 离心 15 min。将离心管上层的正己烷转移到干净的试管中, 吹氮气使溶剂挥发至全干。将 PLFA 溶解在 1 mL 体积比为 1:1 的正己烷/甲基叔丁基醚溶液中, 静置 3—5 min, 待其充分溶解, 转入 GC 小瓶, 加入 10 μ L 浓度为 1 μ g/mL 的内标(i19:0), 用于 GC-MS 检测。所用有机溶剂均为色谱纯。采用 Varian240GC-MS 检测磷脂脂肪酸, 全自动进样装置, 方法如下: 进样口温度为 280℃, 分流比为 20:1, 柱温箱程序升温为 70℃ 起始, 保持 1 min, 以 20℃/min 升温至 170℃, 保持 2 min, 再以 5℃/min 升温至 280℃, 保持 5 min, 最后以 40℃/min 升温至 300℃, 保持 1.5 min。

1.4 土壤微生物群落 PLFA 的标记分析与含量测定

磷脂脂肪酸法(PLFA)广泛应用于描述土壤微生物群落的结构组成和多样性研究, 通过标记分析和含量测定, 可识别微生物量和土壤微生物群落结构。磷脂脂肪酸标记的命名参考 Frostagard 等采用的方法^[27]。根据不同微生物类群的 PLFA 特征谱图不同, 在高度专一性基础上具有多样性的原理, 可用 PLFA 标记分析微生物群落中不同群体, 在分类上, 微生物类群大致分成 4 大类: 细菌、真菌、放线菌与原生动物^[28]。从已有的研究结果可总结出 a15:0, i15:0, a16:0, i16:0, a17:0, i17:0 等为革兰氏阳性细菌的 PLFA 标记; cy17:0, cy19:0, 16:1w5c, 16:1w7, 18:1w5c, 18:1w7c 等为革兰氏阴性细菌的 PLFA 标记; 10Me17:0, 10Me18:0, 10Me16:0 等为放线菌的 PLFA 标记; 18:3w6c(6, 9, 12), 18:1w9c, 18:2w6c 等为真菌的 PLFA 标记; 20:4w6c(6, 9, 12, 15) 等为原生动物的 PLFA 标记。磷脂脂肪酸测算用峰面积和内标曲线法, 内标为 i19:0, 含量用 μ g/g 表示^[29]。

1.5 数据处理与统计分析

数据处理和制图采用 Excel 2010 软件, 采用 DPSv 7.05 版与 SPSS 22 统计软件进行方差分析、多样性指数分析、主成分分析和相关性分析。PLFA 生物标记多样性指数分析 Shannon-Wiener (S_1)、Brillouin (B)、Mcintosh (M) 多样性指数和 Pielou 均匀度 (P)、Simpson 优势度指数 (S_2)^[29]。多样性指数计算方法如下。

(1) Shannon-Wiener 多样性指数 (S_1)

计算公式为:

$$S_1 = -\sum P_i \ln P_i$$

式中, $P_i = N_i/N$, N_i 为处理 i 的特征 PLFA 个数, N 为该试验中总特征 PLFA 个数。

(2) Pielou 均匀度指数 (P)

计算公式为:

$$P = -\sum P_i \ln P_i / \ln S$$

式中, S 为群落中 PLFA 生物标记出现的频次, 即丰富度。

(3) Simpson 优势度指数 (S_2)

计算公式为:

$$S_2 = 1 / \sum P_i^2$$

式中, P_i 种特征 PLFA 占该试验中总的特征脂肪酸个数比例。

(4) Brillouin 多样性指数 (B)

计算公式为:

$$B = N^{-1} \lg [N! / n_1! n_2! \cdots n_i!]$$

式中, n_1 为第 1 个 PLFA 生物标记的个体数量, n_2 为第 2 个 PLFA 生物标记的个体数量, n_i 为第 i 个 PLFA 生物

标记的个体数量, N 为所有供试处理中 PLFA 生物标记出现的个体总和。

(5) McIntosh 多样性指数 (M)

计算公式为:

$$M = \frac{N - \sqrt{\sum N_i^2}}{N - N\sqrt{S}}$$

式中, N 为特征 PLFA 总数。

2 结果分析

2.1 不同植被群落土壤理化性质与酶活性的比较

3 种不同植被群落土壤部分基本理化性质见表 1。3 种土壤的 pH 值差别不显著, 介于 (5.82±0.03) — (5.89±0.07) 之间。SOC 含量差异显著, 介于 (15.91±0.35) — (24.39±0.96) g/kg, TN、TP、TK 含量差异均显著, 分别介于 (1.24±0.08) — (1.84±0.07) g/kg, (0.71±0.04) — (1.02±0.04) g/kg, (13.82±0.34) — (16.89±0.42) g/kg 之间。3 种不同植被群落土壤养分含量大小排序的总体趋势为 MC>MS>SC。比较 3 种土壤养分状况, 结果表明 MC 土壤养分状况优于 SC 群落, 当入侵植被进入后, MC 土壤养分含量明显下降, 呈退化趋势。

表 1 不同植被群落土壤部分理化性质 (平均数±标准误)

Table 1 Basic Soil physico-chemical properties at different vegetation communities

植被群落类型 Vegetation types	pH	有机碳 SOC/(g/kg)	全氮 TN/(g/kg)	全磷 TP/(g/kg)	全钾 TK/(g/kg)
MC	5.89±0.07a	24.39±0.96a	1.84±0.07a	1.02±0.04a	16.89±0.42a
MS	5.82±0.03a	20.68±0.734b	1.47±0.06b	0.77±0.05b	14.15±0.28b
SC	5.87±0.04a	15.91±0.35c	1.24±0.08c	0.71±0.04c	13.82±0.34c

同一列中数据后跟相同小写字母表示差异不显著 ($P<0.05$); MC: 红树林群落 Mangrove community; MS: 红树林-互花米草混生群落 Mangrove-S. alterniflora; SC: 互花米草群落 S. alterniflora community

3 种不同植被群落土壤酶活性测定结果见表 2。MC 土壤中 Suc、Ure、CAT、PHO、PPO 的含量均为最高, 总体呈 MC>MS>SC 的趋势。3 种土壤中 Suc、CAT、PHO 含量均有显著差异, 而 MS、SC 土壤的 Ure 含量和 MC、MS 土壤的 PPO 含量差异不显著。3 种土壤中 PHO 和 PPO 的含量远远低于其他 3 种土壤酶的含量。

表 2 不同植被群落土壤酶活性

Table 2 Soil enzyme activities at different vegetation communities

植被群落类型 Vegetation types	蔗糖酶 Suc/ (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	过氧化氢酶 CAT/ (mL g ⁻¹ (2h) ⁻¹)	脲酶 Ure/ (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	酸性磷酸酶 PHO/ (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	多酚氧化酶 PPO/ (mg g ⁻¹ d ⁻¹)
MC	21.17±2.29a	17.84±1.53a	3.89±0.11a	0.13±0.04a	0.61±0.04a
MS	16.48±0.81b	16.56±1.12ab	3.16±0.23b	0.09±0.02b	0.59±0.02a
SC	10.57±0.71c	14.92±1.61b	2.88±0.47b	0.08±0.03c	0.51±0.19b

2.2 不同植被群落土壤微生物的 PLFA 分析

2.2.1 土壤微生物的 PLFA 种类和总量的比较

在闽江河口红树林湿地 3 种不同植被群落土壤中共检测到 22 种 PLFA 生物标记, 见表 3。其中 MC 土壤中 PLFA 生物标记有 20 种, 总含量为 (89.40±6.15) μg/g; MS 土壤中 PLFA 标记有 19 种, 总含量为 (97.31±18.88) μg/g; SC 土壤中 PLFA 标记有 21 种, 总含量为 (33.94±6.47) μg/g。从表 3 中可知不同植被群落土壤微生物的 PLFA 种类差别不大, 而不同类型微生物的 PLFA 含量差别明显, MS 土壤中 PLFA 生物标记总含量明显高于 MC 和 SC。每种类型土壤中均有不同的生物标记分布, 代表着不同类型的微生物, 在 3 种植被群落土

壤中完全分布的 PLFA 生物标记有 18 种,包括 i15:0,a15:0,16:1w7c,16:0 等,而有些 PLFA 生物标记只在某种植被群落土壤中有分布,属不完全分布,此类 PLFA 生物标记有 4 种,即 30:0,20:0,24:0,22:4w7c。生物标记 24:0 仅在 MC 土壤中分布,生物标记 30:0 仅出现在 SC 土壤中。

3 种植被群落土壤中 PLFA 生物标记含量最多的是 16:0(革兰氏阳性细菌),在土壤 PLFA 生物标记总量中占有绝对的优势,所占的百分比依次为 21.67%、22.81%、17.50%,表明其在土壤中起主要作用。MS 土壤中 PLFA 生物标记种类最少但含量最多;SC 土壤中 PLFA 生物标记种类最多,含量最少;MC 土壤中 PLFA 种类相比较多于 MS 土壤,少于 SC 土壤,PLFA 总含量居中。不同的植被群落土壤中微生物的种类和 PLFA 含量存在较大的差异,表明不同土壤中的微生物所起的作用也有很大的不同。9Me15:0w,16:0,16:1w7c,a15:0,18:1w12c 是 MC 土壤中含量较多的 5 种 PLFA,占总 PLFA 含量的 54.07%;在 PLFA 含量的 54.35%;SC 土壤中 9Me15:0w,16:0,16:1w7c,a17:0 和 18:2w6t(6,9)这 5 种 PLFA 占总 PLFA 含量的 51.86%。从总体上看,在不同植被群落土壤中,PLFA 生物标记种类基本上均以 9Me15:0w,16:0,16:1w7c 为主。

表 3 不同植被群落土壤微生物 PLFA 的类型及含量/(μg/g)
Table 3 Types and contents of PLFA in soils of different vegetation communities

序号 No.	生物标记 Biomarkers	微生物类型 Microbial group	不同植被群落 Different vegetation communities		
			MC	MS	SC
1	30:0	细菌	0	0	0.12±0.02b
2	i14:0	革兰氏阳性细菌	3.06±0.54b	4.57±1.06a	1.41±0.32c
3	9Me15:0w	放线菌	8.57±2.83a	6.35±1.20a	2.33±0.34b
4	a15:0	革兰氏阳性细菌	4.31±0.97b	6.76±1.26a	1.55±0.30c
5	15:0	好氧细菌	1.38±0.29ab	1.89±0.76a	0.59±0.14b
6	22:4w7c	真菌	0	2.33±1.29a	0.48±0.16b
7	i15:0	革兰氏阳性细菌	1.96±0.48b	3.56±1.10a	1.25±0.16b
8	16:0	革兰氏阳性细菌	19.38±1.92a	22.20±6.26a	5.94±1.69b
9	16:1w7c	革兰氏阴性细菌	9.43±1.66a	7.25±1.51a	3.03±1.46b
10	16:1w9c	真菌	2.41±0.71ab	4.24±1.45a	1.55±0.15b
11	cy19:0	革兰氏阴性细菌	3.04±1.61a	3.44±0.42a	1.06±0.10b
12	21:1w9c	真菌	1.32±0.29a	1.67±0.56a	1.07±0.15a
13	a17:0	革兰氏阳性细菌	4.11±0.51b	10.89±2.36a	2.93±0.77b
14	cy17:0	革兰氏阴性细菌	2.51±0.10a	2.05±0.28b	0.81±0.08c
15	18:1w12c	真菌	6.15±1.45a	5.47±0.19a	2.14±0.21b
16	18:2w6t(6,9)	真菌	3.24±0.54a	2.65±0.59a	3.41±4.34a
17	18:1w9c	真菌	4.13±1.02a	3.16±1.05ab	1.62±0.17b
18	18:0	嗜热解氢杆菌	4.13±1.25a	5.06±0.38a	1.61±0.21b
19	20:5w3c (3,6,9,12,15)	原生动物	2.48±0.78a	2.60±0.73a	0.44±0.02b
20	18:1w2c	真菌	2.00±0.72a	1.17±0.88ab	0.16±0.03b
21	20:0	细菌	1.53±0.48a	0	0.44±0.12b
22	24:0	细菌	4.26±0.23a	0	0
不同 PLFA 生物标记总量 Total content of deferent PLFA biomarkers			89.40±6.15a	97.31±18.88a	33.94±6.47b

2.2.2 土壤特征微生物类群 PLFA 含量的比较

不同植被群落土壤中特征微生物 PLFA 含量存在着较大差异,总含量及其相互之间比值见表 4。由表 3、表 4 可知土壤微生物中细菌的种类最多且含量最高,其次是真菌,而放线菌和原生动物的种类和含量,相对较少。土壤中代表革兰氏阳性细菌 PLFA 含量最多,代表原生动物 PLFA 含量最少;革兰氏阳性细菌、革兰氏阴性细菌之间和细菌、真菌之间 PLFA 含量差别明显,相互间的比值较大。MS 土壤中革兰氏阳性细菌、真菌、原生动物 PLFA 含量最多,而 SC 土壤含量最低,总体排序是 MS>MC>SC;3 种土壤中华兰氏阴性细菌、放线菌大

小排序为 MC>MS>SC。革兰氏阴性细菌和革兰氏阳性细菌之间比值大小排序为 MC>SC>MS;真菌/细菌大小排序为 SC>MC>MS。

表 4 不同植被群落土壤中的特征微生物类群 PLFA 总量及比值/(μg/g)

Table 4 Contents and ratio of Microbial groups PLFA in soils of different vegetation communities

特征微生物类群 Microbial groups	不同植被群落 Different vegetation communities		
	MC	MS	SC
革兰氏阳性细菌 G+	32.84	48.01	13.21
革兰氏阴性细菌 G-	15.003	12.75	4.81
革兰氏阴性细菌/革兰氏阳性细菌 (G-/G+)/%	45.67	26.57	36.43
真菌 Fungi	18.29	21.71	10.46
真菌/细菌 Fungi/Bacteria(%)	38.24	35.72	58.07
放线菌 Actinomycete	8.57	6.35	2.33
原生动物 Protozoon	2.48	2.60	0.44

2.2.3 不同植被群落土壤微生物群落多样性指数的比较

不同植被群落土壤 PLFA 生物标记的种类和含量存在差异,所代表的不同微生物群落也存在一定差异,可用群落多样性指数来表示。由表 5 可知 SC 土壤微生物群落 Simpson 指数、McIntosh 指数均高于 MC 和 MS,大小排序为 SC>MC>MS;3 种土壤微生物群落的均匀度指数、Brillouin 指数总体趋势是 MC>MS>SC。MC 土壤和 SC 土壤微生物群落在各项多样性指数上存在着显著差异,即两种土壤中各自存在着某些差异较大的优势微生物群落;MC 和 SC 的 Shannon-Wiener 指数差异不显著,较 MS 高,表明土壤微生物群落种类多且分布均匀。MS 是 SC 入侵 MC 所形成的群落,其土壤微生物群落多样性指数均较 MC 小,即在入侵机制下 MC 土壤微生物群落多样性有衰退。

表 5 不同植被群落土壤微生物类群多样性指数

Table 5 Soil microbial communities' diversity indices of different vegetation types

植被群落类型 Vegetation types	Simpson 指数 Simpson index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	均匀度指数 Pielou index	Brillouin 指数 Brillouin index	McIntosh 指数 McIntosh index
MC	0.92±0.01b	3.90±0.05a	0.90±0.01a	3.45±0.06a	0.78±0.01b
MS	0.90±0.01c	3.71±0.01b	0.89±0.003a	3.43±0.04a	0.76±0.01b
SC	0.94±0.02a	3.88±0.13a	0.88±0.03b	3.09±0.04b	0.85±0.05a

2.2.4 不同植被群落土壤微生物 PLFA 的主成分分析

对不同植被群落土壤微生物 PLFA 进行主成分分析,见图 2,共提取出 4 个主成分,与土壤微生物群落 PLFA 生物标记相关的 2 个主成分分析的累积贡献率达 93.19%,其中第 1 主成分(PC1)和第 2 主成分(PC2)分别解释变量方差的 63.58%和 29.61%。MC 土壤位于第 1 主成分正端,第 2 主成分正端;MS 土壤位于第 1 主成分正端,第 2 主成分负端;SC 土壤位于第 1 主成分负端,第 2 主成分负端。单个 PLFA 初始载荷因子主成分分析结果见图 2,对第一主成分起主要作用的 PLFA 是 i14:0,9Me15:0w,a15:0,15:0,16:1w7c,cy17:0,16:0,18:1w9c,18:0;对第 2 主成分其起主要作用的 PLFA 是 20:0,24:0。

2.3 不同植被群落土壤部分理化性质与酶活性的相关性

不同植被群落土壤部分理化性质与酶活性的相关性分析结果见表 6。由表 6 可知土壤 pH 值与其他理化性质、酶活性存在一定的相关性,而相关性均不显著。SOC 与 TN、PPO 呈显著正相关,与 Suc、CAT 呈极显著正相关;TN 与 TP、TK、Suc、CAT、PHO 间的相关性显著,与 Ure 间的相关性极显著,均呈正相关;TP 与 TK、Ure、PHO 间均呈极显著正相关;TK 与 Ure 呈显著正相关,与 PHO 呈极显著正相关。土壤酶活性之间存在一定的相关性,均呈正相关,Suc 与 PPO 呈显著相关,与 CAT 呈极显著相关;CAT 与 PPO 间的相关性显著;Ure 与 PHO 间的相关性极显著。

chinaXiv:201711.02230v1

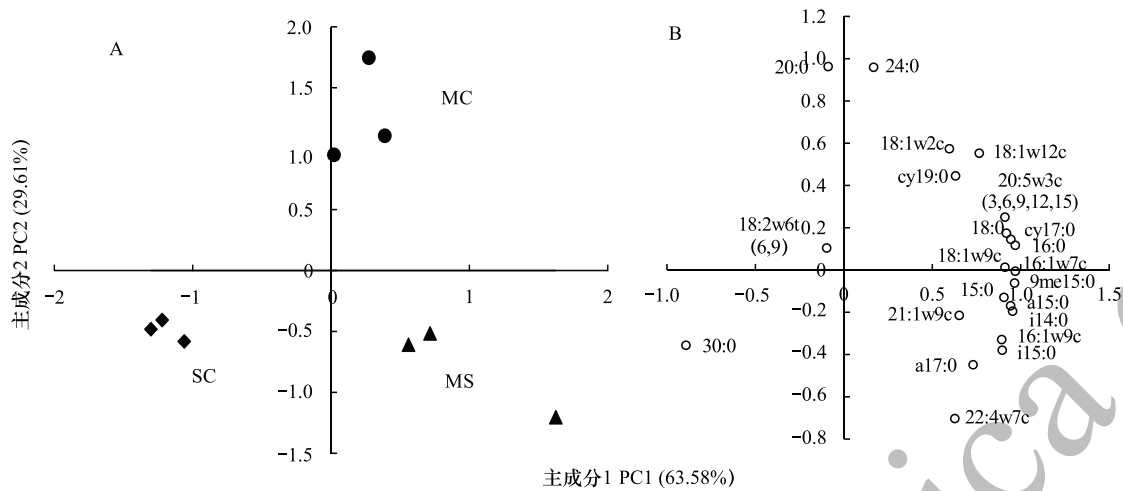


图 2 不同植被群落土壤微生物 PLFA 的主成分分析 (A) 单个磷脂脂肪酸初始载荷因子主成分分析 (B)

Fig.2 Principal components analysis of different microbial groups PLFA in soils of different vegetation communities (A) PLFA contributing to soil microbial communities ordination pattern (B)

表 6 不同植被群落土壤部分理化性质与酶活性的相关性

Table 6 Correlation analysis of soil physic-chemical properties and enzyme activities at different vegetation communities

因子 Factors	pH	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	蔗糖酶 Suc	过氧化 氢酶 CAT	脲酶 Ure	酸性磷 酸酶 PHO	多酚氧 化酶 PPO
pH	1									
有机碳 SOC	0.21	1								
全氮 TN	0.4	0.98 *	1							
全磷 TP	0.58	0.92	0.98 *	1						
全钾 TK	0.65	0.88	0.96 *	0.99 **	1					
蔗糖酶 Suc	0.21	0.99 **	0.98 *	0.92	0.88	1				
过氧化氢酶 CAT	0.21	0.99 **	0.98 *	0.92	0.88	0.99 **	1			
脲酶 Ure	0.51	0.95	0.99 **	0.99 **	0.98 *	0.95	0.95	1		
酸性磷酸酶 PHO	0.58	0.92	0.98 *	0.99 **	0.99 **	0.92	0.92	0.99 **	1	
多酚氧化酶 PPO	-0.05	0.97 *	0.89	0.78	0.73	0.96 *	0.97 *	0.83	0.79	1

* :显著相关, $P < 0.05$; ** :极显著相关, $P < 0.01$. SOC: Soil Organic Carbon; TN: Total Nitrogen; TP: Total Phosphorus; TK: Total Potassium; Suc: Sucrase; CAT: Catalase; Ure: Urease; PHO: Phosphatase; PPO: Polyphenoloxidase

2.4 不同植被群落土壤微生物 PLFA 与土壤养分因子性质的相关性

不同植被群落土壤微生物 PLFA 与土壤养分因子的相关性分析结果见表 7。土壤特征微生物类群 PLFA

表 7 不同植被群落土壤微生物 PLFA 与土壤理化性质、酶活性的相关性

Table 7 Correlation analysis of microbial groups PLFA and physic-chemical properties and enzyme activities at different vegetation communities

因子 Factors	pH	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	蔗糖酶 Suc	过氧化 氢酶 CAT	脲酶活性 Ure	酸性磷 酸酶 PHO	多酚氧 化酶 PPO
革兰氏阳性细菌 G+	-0.64	0.62	0.45	0.25	0.17	0.62	0.62	0.34	0.26	0.8
革兰氏阴性细菌 G-	-0.03	0.97 *	0.9	0.79	0.74	0.97 *	0.97 *	0.84	0.8	0.99 **
真菌 Funji	-0.52	0.73	0.58	0.4	0.32	0.73	0.73	0.48	0.4	0.88
放线菌 Actinomycete	0.12	0.99 **	0.96 *	0.88	0.83	0.99 **	0.99 **	0.91	0.88	0.99 *
原生动物 Protozoon	-0.29	0.88	0.76	0.61	0.54	0.87	0.88	0.68	0.62	0.97 *

与理化性质和酶活性间的相关性存在差异,土壤 pH 值与放线菌总 PLFA 呈正相关,与革兰氏阳性细菌、革兰氏阴性细菌、真菌、原生动物总 PLFA 呈负相关,相关性均不显著;革兰氏阴性细菌总 PLFA 与 SOC、Suc、CAT 呈显著正相关,与 PPO 呈极显著正相关;放线菌总 PLFA 与 TN、PPO 间的相关性显著,与 SOC、Suc、CAT 间的相关性极显著;原生动物总 PLFA 与 PPO 呈显著正相关。

3 讨论

3.1 互花米草入侵对红树林群落土壤理化性质、酶活性的影响

植被群落的演替可导致土壤养分库发生改变,土壤碳、氮含量是土壤质量的生物指标,土壤酶是微生物新陈代谢所分泌的活性物质,在土壤生态系统的物质循环和能量转化过程中具有重要功能,是土壤的肥力指标^[15,30]。闽江河口红树林群落土壤的 SOC、TN、TP、TK 和酶活性均大于红树林-互花米草混生群落、互花米草群落,表明互花米草入侵后闽江河口红树林群落土壤的部分理化性质和酶活性均有所下降,土壤养分状况发生了明显退化,此结果与张祥霖等^[15]的研究结果相似。红树林群落土壤碳汇等功能出现衰退,这与酶系统有关^[31],而酶活性作为微生物功能的体现,反映土壤微生物群落功能的变化,红树林群落土壤酶活性下降,表明互花米草入侵改变了原土壤生态系统微生物群落功能。土壤微生物群落多样性也是土壤养分、酶活性、凋落物和根系分泌物等因素综合作用的结果,反映了土壤肥力状况与营养代谢循环的密切关系。Ehrenfeld 等^[32]研究表明外来植物入侵与土壤营养代谢循环的关系密切,由于互花米草的蔓延,土壤微生物群落组成发生改变,从而导致养分循环的变化。

3.2 互花米草入侵下红树林群落土壤理化性质、酶活性、微生物 PLFA 间的相关性

闽江河口红树林、互花米草、红树林-互花米草混生群落土壤理化性质和酶活性各因子间的相关性总体上呈正相关,Suc、CAT 与 TN、SOC 呈显著或极显著相关,Ure、PHO 与 TN、TP、TK 呈显著或极显著相关,表明土壤中碳、氮、磷、钾等营养元素的供应与转化受蔗糖酶、过氧化氢酶、脲酶、酸性磷酸酶活性的影响。土壤中蔗糖酶可反映碳氮转化的速率,脲酶可表示土壤氮素的供应状况,酸性磷酸酶可影响土壤有机磷的分解转化,过氧化氢酶影响土壤有机质转化的速度^[26,28]。互花米草入侵,红树林土壤酶活性下降,理化性质也随之改变。除 pH 值与土壤特征微生物类群 PLFA 基本上呈负相关,土壤微生物 PLFA 与其他理化性质与酶活性间的相关性均呈正相关。革兰氏阴性细菌总 PLFA 与 SOC、Suc、CAT、PPO 呈显著或极显著相关,放线菌总 PLFA 与 SOC、TN、Suc、CAT、PPO 间的相关性显著或极显著,表明土壤部分理化性质和酶活性受土壤微生物含量变化的影响。微生物群落在土壤生态系统营养代谢循环中具有重要功能,如硝化细菌在土壤氮循环中具有核心作用^[17],假单胞菌具有分解有机物作为碳源的能力^[33],解磷细菌能促进土壤无机磷酸盐的溶解和土壤有机磷的分解释放达到增加土壤有机磷含量的目的,微生物群落的变化,影响其功能的发挥。互花米草入侵下红树林群落土壤理化性质、酶活性、微生物 PLFA 间的相关性研究,表明在微生物群落结构分析的基础上,互花米草入侵有影响红树林群落土壤碳、氮、磷等的循环及酶活性的潜力。

3.3 互花米草入侵对红树林土壤微生物群落的影响

根际土壤微生物群落结构和多样性与植物的生长发育密切相关,对外来植物的成功入侵有重要作用,当地生态系统内的植物与土壤微生物间在长期发展过程中,会形成一种平衡共生的状态,外来植物入侵通过改变土壤微生物群落结构,打破原有的平衡状态,影响入侵地物种生长和群落更替^[4,34-35]。外来入侵植物改变土壤微生物群落的途径主要有两种,一是土壤微生物群落会随地上植被群落的更替而改变,外来入侵植物适应新的栖境后大面积扩散,改变生长环境,使入侵地生物多样性丧失。二是外来植物通过释放化感物质进入土壤,受到微生物的加工、分解、转化等,同时对根际微生物群落产生影响,进而影响受体植物的生长发育^[36-37]。如入侵北美的铺散矢车菊和斑点矢车菊分别通过根际分泌具有抗菌活性的化感物质 8-羟基喹啉(8-hydroxyquinoline)和具有防御根际病原体危害的化感物质儿茶酚(catechin),引起土壤微生物群落变化,实现入侵^[4,38]。也有学者研究入侵中国的植物紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*),发现紫茎泽兰入侵区土壤真菌、自

生固氮菌、氨氧化细菌数量都显著高于未入侵区,通过改变入侵区土壤微生物群落结构,加速入侵^[39]。对闽江河口互花米草入侵下红树林湿地土壤微生物群落进行 PLFA 生物标记测定,在数量上表征占优势的土壤微生物群落,3 种植被群落共发现 22 种 PLFA 生物标记,其含量存在差异。红树林-互花米草混生群落土壤 PLFA 含量最多,即土壤微生物量高于红树林群落,这与互花米草入侵有关^[16]。闽江河口互花米草入侵的红树林群落,土壤革兰氏阳性细菌、真菌、原生动物微生物类群含量增加,革兰氏阴性细菌、放线菌微生物类群含量减少,表明互花米草入侵后微生物群落结构发生改变,进而可能影响了土壤的营养循环和能量流动。红树林-互花米草混生群落土壤微生物多样性指数均低于红树林群落,表明互花米草入侵后微生物群落多样性也发生改变。土壤中参与养分循环和植物间竞争生存的功能性微生物类群结构和多样性的变化,可能会影响红树林对养分的吸收,进而有利于互花米草的竞争和扩张。互花米草的竞争化感作用明显^[40],与红树林根际土壤微生物之间的化感作用,尚需进一步深入研究。

4 结论

通过对红树林、互花米草、红树林-互花米草混生群落根际土壤的理化性质、酶活性和土壤微生物群落 PLFA 的比较,发现互花米草入侵改变了入侵地红树林土壤微生物群落结构,显著提高了土壤中革兰氏阳性细菌、真菌的含量,降低了革兰氏阴性细菌、放线菌的含量,土壤 SOC、TN、TP、TK 和酶活性均有明显下降,入侵地的红树林群落土壤生境退化。红树林生态系统树种少,群落结构单一,系统稳定性较差,外来物种入侵威胁较大,被入侵破坏后恢复难度大。互花米草入侵红树林群落,土壤微生物群落结构的变化,为互花米草入侵的研究提供了线索。互花米草入侵具有影响土壤碳、氮、磷等理化性质和酶活性的潜力,影响红树林群落营养代谢循环,改变部分有利于自身生长的土壤环境相关的微生物类群含量,竞争有利的土壤环境,并迅速扩张实现入侵。研究土壤微生物群落结构的变化,为从微生物方面和分子水平来研究互花米草的入侵机制提供探索思路。运用 PLFA 法研究土壤微生物群落结构特征,提供了较为准确的微生物多样性方面的信息,将在后续研究红树林、互花米草根际土壤微生物之间的化感作用中得到进一步的应用。

参考文献 (References):

- [1] Zhong W H, Gu T, Wang W, Zhang B, Lin X H, Huang Q R, Shen W S. The effects of mineral fertilizer and organic manure on soil microbial community and diversity. *Plant and Soil*, 2010, 326(1/2): 511-522.
- [2] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Häggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 2002, 83(11): 3152-3166.
- [3] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, Holben W E. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 2004, 427(6976): 731-733.
- [4] Vogelsang K M, Bever J D, Griswold M, Schultz P A. The Use of Mycorrhizal Fungi in Erosion Control Applications. Final Report for Caltrans. Sacramento: California Department of Transportation Contract No. 65A0070, 2004: 150-150.
- [5] Powell K I, Chase J M, Knight T M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*, 2013, 339(6117): 316-318.
- [6] Nie M, Wang M, Li B. Effects of salt marsh invasion by *Spartina alterniflora* on sulfate-reducing bacteria in the Yangtze River estuary, China. *Ecological Engineering*, 2009, 35(12): 1804-1808.
- [7] Subudhi P K, Baisakh N. *Spartina alterniflora* Loisel., a halophyte grass model to dissect salt stress tolerance. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2011, 47(4): 441-457.
- [8] 张东. 崇明东滩互花米草的无性扩散与相对竞争力[D]. 上海: 华东师范大学, 2006.
- [9] Bärlocher MO, Campbell DA, Al-Asaad S, Ireland R J. Developmental change in CO₂ compensations in *Spartina alterniflora* results from sigmoidal photosynthetic CO₂ responses. *Photosynthetica*, 2003, 41(3): 365-372.
- [10] 陈中义, 李博, 陈家宽. 互花米草与海三棱藨草的生长特征和相对竞争能力. *生物多样性*, 2005, 13(2): 130-136.
- [11] Holdredge C, Bertness M D, Herrmann NC, Gedan K B. Fiddler crab control of cordgrass primary production in sandy sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 399(6): 253-259.
- [12] 邓自发, 安树青, 智颖飙, 周长芳, 陈琳, 赵聪蛟, 方淑波, 李红丽. 外来种互花米草入侵模式与爆发机制. *生态学报*, 2006, 26(8):

2678-2686.

- [13] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 闽江河口湿地互花米草入侵机制. 自然资源学报, 2011, 26(11): 1900-1907.
- [14] 王刚, 杨文斌, 王国祥, 刘金娥, 杭子清. 互花米草海向入侵对土壤有机碳组分、来源和分布的影响. 生态学报, 2003, 33(8): 2474-2483.
- [15] 张祥霖, 石盛莉, 潘根兴, 李恋卿, 张旭辉, 李志鹏. 互花米草入侵下福建漳江口红树林湿地土壤生态化学变化. 地球科学进展, 2008, 23(9): 974-981.
- [16] 周虹霞, 刘金娥, 钦佩. 外来种互花米草对盐沼土壤微生物多样性的影响——以江苏滨海为例. 生态学报, 2005, 25(9): 2304-2311.
- [17] Zhang Q F, Peng J J, Chen Q, Li X F, Xu C Y, Yin H B, Yu S. Impacts of *Spartina alterniflora* invasion on abundance and composition of ammonia oxidizers in estuarine sediment. Journal of Soils and Sediments, 2011, 11(6): 1020-1031.
- [18] Zeleke J, Sheng Q, Wang J G, Huang M Y, Wu J H, Quan Z X. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on the communities of methanogens and sulfate-reducing bacteria in estuarine marsh sediments. Frontiers in Microbiology, 2013, 4: 243.
- [19] Yuan J J, Ding W X, Liu D Y, Yang H, Xiang J, Lin Y X. Shifts in methanogen community structure and function across a coastal marsh transect: effects of exotic *Spartina alterniflora* invasion. Scientific Reports, 6: 18777.
- [20] 吴培强, 张杰, 马毅, 李晓敏. 近 20a 来我国红树林资源变化遥感监测与分析. 海洋科学进展, 2013, 31(3): 406-414.
- [21] 李家兵, 张秋婷, 张丽烟, 仝川. 闽江河口春季互花米草入侵过程对短叶茳芰沼泽土壤碳氮分布特征的影响. 生态学报, 2016, 36(12): 3638-3628.
- [22] 刘剑秋. 闽江河口湿地研究. 北京: 科学出版社, 2006: 19-56.
- [23] 雍石泉, 仝川, 庄晨辉, 杨渭平, 李旭伟, 张林海, 黄佳芳. 2010 年冬季寒冷天气对闽江口 3 种红树植物幼苗的影响. 生态学报, 2011, 31(24): 7542-7550.
- [24] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长旬, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 陈婷. 中亚热带森林土壤微生物群落多样性随海拔梯度的变化. 植物生态学报, 2013, 37(5): 397-406.
- [25] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长旬, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 沈荔花. 武夷山自然保护区不同植被类型土壤微生物群落特征. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2301-2309.
- [26] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 刘金福, 方长旬, 张志兴, 吴林坤, 陈婷. 武夷山不同海拔植被带土壤微生物 PLFA 分析. 林业科学, 2014, 50(7): 105-112.
- [27] Frostegård A, Tunlid A, Bååth E. Phospholipid fatty acid composition, biomass and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(11): 3605-3617.
- [28] 林生, 庄家强, 陈婷, 张爱加, 周明明, 林文雄. 不同年限茶树根际土壤微生物群落 PLFA 生物标记多样性分析. 生态学杂志, 2013, 32(1): 64-71.
- [29] 张秋芳, 刘波, 林营志, 史怀, 杨述省, 周先治. 土壤微生物群落磷脂脂肪酸 PLFAs 生物标记多样性. 生态学报, 2009, 29(8): 4127-4137.
- [30] 俞慎, 李勇, 王俊华, 车玉萍, 潘映华, 李振高. 土壤微生物量作为红壤质量生物指标的探讨. 土壤学报, 1999, 36(3): 413-422.
- [31] 曾艳, 田广红, 陈蕾伊, 李静, 安东, 雷振胜, 唐虹, 彭少麟. 互花米草入侵对土壤生态系统的影响. 生态学杂志, 2011, 30(9): 2080-2087.
- [32] Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. Ecosystems, 2003, 6(6): 503-523.
- [33] Moore F P, Barac T, Borremans B, Oeyen L, Vangronsveld J, Van Der Lelie D, Campbell C D, Moore E R B. Endophytic bacterial diversity in poplar trees growing on a BTEX-contaminated site: The characterisation of isolates with potential to enhance phytoremediation. Systematic and Applied Microbiology, 2006, 29(7): 539-556.
- [34] Wolfe B, Klironomos J. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. BioScience, 2005, 55(6): 477-487.
- [35] Reinhart K O, Callaway R M. Soil biota and invasive plants. New Phytologist, 2006, 170(3): 445-457.
- [36] 章振亚, 丁陈利, 肖明. 崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性. 生态学报, 2011, 32(21): 6636-6646.
- [37] Lerch T Z, Dignac M F, Nunan N, Bardoux G, Barriuso E, Mariotti A. Dynamics of soil microbial populations involved in 2,4-D biodegradation revealed by FAME-based Stable Isotope Probing. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(1): 77-85.
- [38] Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway R M, Vivanco J M. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. Science, 2003, 301(5638): 1377-1380.
- [39] 牛红榜, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora*) 入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响. 生态学报, 2007, 27(7): 3052-3060.
- [40] 陈权, 马克明. 红树林生物入侵研究概况与趋势. 植物生态学报, 2015, 39(3): 283-299.